Zur Ökologie und Biologie der Pisidien (Bivalvia: Sphaeriidae) im Lunzer Untersee[1])

Von GERHARD HADL, Wien

Mit 13 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 22. Oktober 1971 durch das w. M. W. Kühnelt)

Einleitung

Die Sphaeriidae sind die weitest verbreiteten Bivalven des Süßwassers. Besonders die Gattung *Pisidium* ist kosmopolitisch. Ihre Arten sind neben Oligochaeten und Chironomidenlarven die häufigste Gruppe der schlammbodenbewohnenden Mesofauna, doch war bisher sehr wenig über ihre Lebensweise bekannt. Der Anstoß zu dieser Arbeit erfolgte aus der Tatsache heraus, daß in dem gut untersuchten Lunzer Untersee (BREHM & RUTTNER 1926 und BREHM 1942) die Mollusken und vor allem die Pisidien wenig bearbeitet wurden. Quantitative Angaben ohne Aufgliederung in einzelne Arten finden sich nur bei LUNDBECK 1936 und RAVERA 1966. Neben der Bearbeitung der rein faunistischen Fragestellungen wurden Untersuchungen zur Ökologie und Biologie der Pisidien begonnen. Zu Beginn der eigenen Arbeit war über Lebenszyklen und Fortpflanzungsbiologie der Pisidien wenig bekannt. Eine Ausnahme bilden die Untersuchungen von HEARD 1956 in Nordamerika. Im Zeitraum der eigenen Untersuchungen erschien die Dissertation MEIER-BROOK 1970, die wichtige Vergleichsmöglichkeiten bot.

Material und Methodik

Das Material zu den folgenden Untersuchungen stammt ausschließlich aus dem Lunzer Untersee. Bodenproben wurden monatlich mit einem EKMAN-Bodengreifer von 225 cm² entlang

[1]) Frau Univ.-Prof. Dr. AGNES RUTTNER-KOLISKO zum 60. Geburtstag gewidmet.

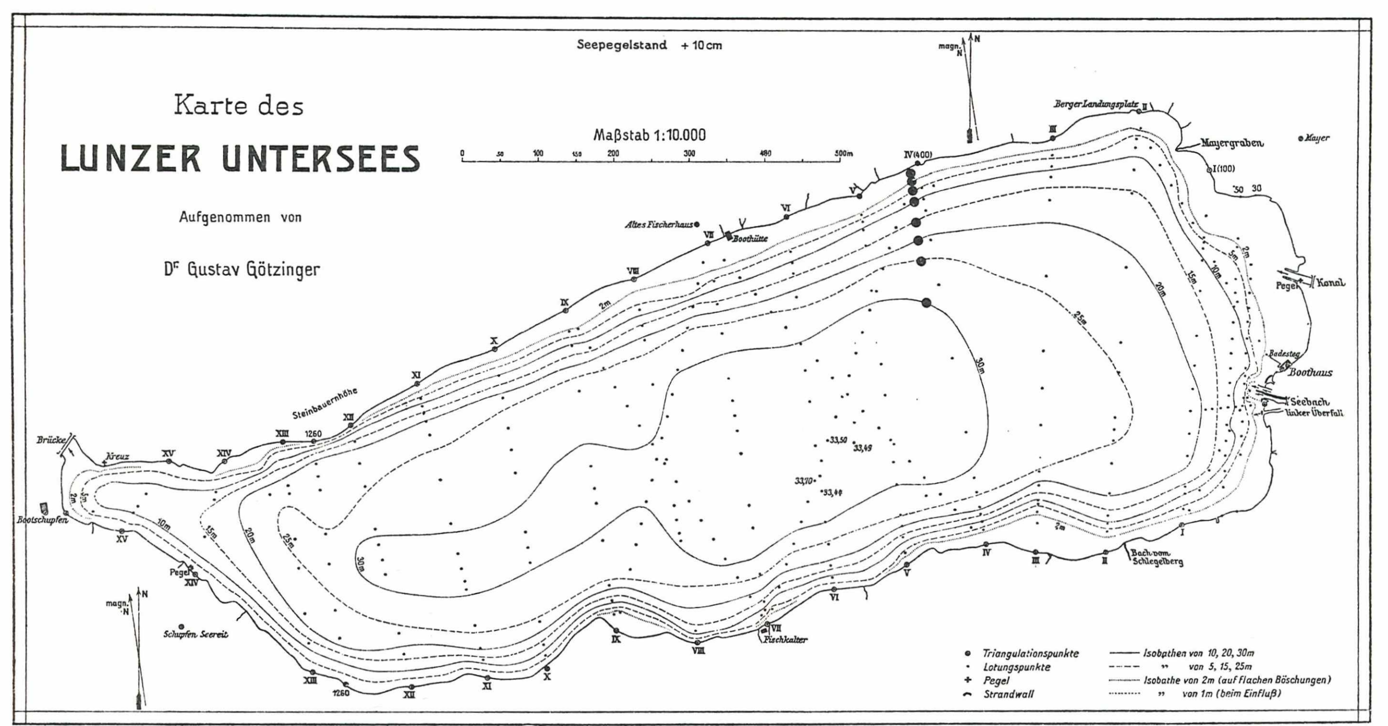


Abb. 1. Entnahmestellen der Bodenproben im Lunzer Untersee.

eines Querprofiles am Nordufer entnommen. Jeweils fünf Proben aus den Tiefen 1, 2, 5, 10, 20, 25 und 30 m wurden aufgesammelt und an Ort und Stelle mittels eines feinmaschigen Drahtnetzes ausgesiebt. Die Maschenweite von 0,55 mm genügte, um selbst frischgeschlüpfte Pisidien quantitativ zu erfassen. Anschließend wurden die lebenden Tiere im Labor ausgelesen.

Die Fixierung und Konservierung erfolgte in Äthylalkohol (80%). Alle Tiere wurden geöffnet, bestimmt und auf Embryonen untersucht. Die Trennung nach Größenklassen von 0,2 zu 0,2 mm Länge erfolgte nach Messung unter dem Binokular mit Hilfe eines Okularmikrometers. MEIER-BROOK 1963 konnte zeigen, daß sich die Proportionen von Länge, Breite und Höhe innerhalb einer Population nur geringfügig ändern und daher die Schalenlänge der Tiere einen brauchbaren Wert für die Größe darstellt.

Verteilung der Arten

Über die Verteilung der verschiedenen *Pisidium*-Arten gibt Abb. 2 Aufschluß. Von links nach rechts ist die Tiefenverteilung der einzelnen Arten dargestellt. Die Reihenfolge von oben nach unten zeigt die Häufigkeit der Arten. *P. conventus* CLESSIN ist die häufigste Art und charakteristisch für das Profundal des Sees.

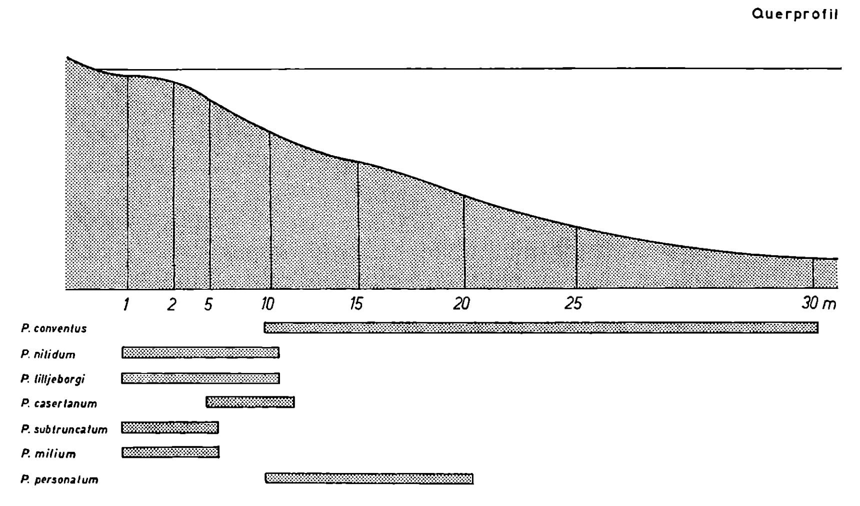


Abb. 2. Tiefenverteilung der sieben *Pisidium*-Arten im Lunzer Untersee. Von links nach rechts: Vorkommen der einzelnen Arten. Von oben nach unten: Häufigkeit der Arten.

Als zweithäufigste Spezies und im Litoral vorherrschend findet sich *P. nitidum* JENYNS. Letzteres wurde immer, allerdings in geringerer Menge, von *P. lilljeborgi* CLESSIN begleitet. *P. subtruncatum* MALM und *P. milium* HELD sind hier im See nur in den oberen Teilen des Litorals zu finden und prozentuell in sehr geringer Dichte vorhanden. *P. casertanum* POLI, die am meisten euryöke Pisidiumart, bleibt im Lunzer Untersee auf das Sublitoral beschränkt. *P. personatum* MALM, eine kaltstenotherme Art, reicht in anderen Alpenseen tiefer in das Profundal hinunter und verdrängt oft *P. conventus*. Im Lunzer Untersee ist sie selten und auf die Tiefe zwischen 10 und 20 m beschränkt. Die Durchschnittswerte von jeweils mehreren Proben aus verschiedenen Tiefen ergeben, daß die Besiedlungsdichte von 1 bis 5 m abnimmt, von 5 bis 10 m ansteigt, und von 10 bis 30 m größenordnungsmäßig gleich ist.

Tiefe	1	2	5	10	15	20	25	30
Individuendichte/m²	176	110	66	275	286	332	385	341

Die einzigen quantitativen Angaben über die Bodenfauna des Lunzer Untersees machten LUNDBECK 1936 und RAVERA 1966. Nach LUNDBECK ist, wie in vorliegender Arbeit, die Masse der Pisidien auf das Profundal beschränkt. Leider sind bei LUNDBECK keine Angaben über die Artzugehörigkeit der Pisidien zu finden. Als einzige Profundalart nennt LUNDBECK *Pisidium fossarinum* (=*casertanum*=*fortinale*). Da es sich offensichtlich um eine Falschbestimmung bzw. um unsichere Synonimieverhältnisse handeln dürfte, wurde Belegmaterial der Aufsammlungen LUNDBECKS herangezogen (Molluskensammlung, Naturhistorisches Museum, Wien). Doch fanden sich leider nur Proben aus dem Profundal, die ausnahmslos *Pisidium conventus* enthielten. LUNDBECKS Zahlen der Besiedlungsdichte liegen zwar etwas unter den von mir errechneten, seine Besiedlungs-Maxima und -Minima befinden sich jedoch in denselben Zonen. Die Maxima der Besiedlung liegen eindeutig im Sublitoral und Profundal, wobei keine signifikaten Zahlenunterschiede bestehen, sondern lediglich die Artenzusammensetzung variiert. Diese dichte Besiedlung ist ziemlich sicher auf den nährstoffreichen Feinschlamm zurückzuführen. Ein weitaus geringeres Maximum ist bei 1 bis 2 m festzustellen. Der lockere Makrophytenbewuchs und die großen freien Sedimentoberflächen dazwischen bieten den Tieren günstigere Lebensmöglichkeiten als ein dichter Pflanzenbewuchs, wie anschließend gezeigt wird.

Das Besiedlungsminimum zwischen 4 und 6 m dürfte einerseits durch den dichten Pflanzenwuchs mit seiner starken biogenen Kalkausscheidung und andererseits durch das Verbreitungsmaximum anderer grabender Tiere (z. B. *Sialis*) und Oligochaeten (siehe LUNDBECK 1936) begründet sein. Ein ähnliches Minimum läßt sich auch in anderen oligotrophen Seen feststellen (Ankarvattnet, GRIMÅS 1961). Möglicherweise stören auch andere im Litoral lebende oberflächenaktive Tiere (z. B. die Gastropoden *Radix peregra ovata* DRAPARNAUD und *Valvata piscinalis alpestris* KÜSTER) durch Aufpflügen des Sediments die in geringer Tiefe im Substrat lebenden Pisidien in ihren Lebensgewohnheiten. Dadurch dürfte die Population trotz wahrscheinlich günstiger Nahrungsbedingungen limitiert werden. Über das Nahrungsangebot ist zu wenig bekannt, um es in die Betrachtung einzuschließen. Der Parasitenbefall bei Litoralpisidien — vor allem *Pisidium nitidum* — dürfte ebenfalls die Vergrößerung der Population beeinträchtigen. Es handelt sich dabei um *Crepidostomum forionis.* Der Trematode befällt als zweiten Zwischenwirt *Ephemera*-Larven (welche zumindest im oberen Teil des Litorals vorkommen) und als Endwirt *Salmo trutta* und *Salvelinus alpinus.* (Mündliche Mitteilung von Dr. John W. LEWIS[1]), London.) MEIER-BROOK 1970 macht auch Angaben über die Parasitierung von Pisidien im Litoral. Nach seinen Angaben sind davon *P. nitidum*, *P. subtruncatum*, *P. milium* und *P. conventus* betroffen. Die am meisten befallene Art ist *P. nitidum* (bis zu 55% der Population). Wie die Untersuchungen MEIER-BROOKS gezeigt haben, verursacht die Parasitierung eine Einschränkung der Fortpflanzungsfähigkeit, die bis zur Sterilität führt. Bei *P. nitidum* aus dem Lunzer Untersee konnte an Hand von Schnittserien eine totale Zerstörung der die Geschlechtszellen bildenden Gewebe sowie der Mitteldarmdrüse festgestellt werden.

a) Litoral

Über die Verteilung der Arten im Litoral gibt die Abb. 3 Aufschluß. Es wird die prozentuelle Zusammensetzung innerhalb eines Zeitraumes von mehr als einem Jahr dargestellt. *P. nitidum* ist die bei weitem dominierende Art. Sie umfaßt im Durchschnitt ca. 80% der Pisidienfauna (Abb. 3). An zweiter Stelle steht *P lilljeborgi*, das im Lunzer Untersee immer mit *P. nitidum* assoziiert ist. In geringerer Anzahl wurden *P. subtruncatum* und *P. milium* gefunden, die aber nicht immer mit den beiden vorhergehenden

[1]) Royal Holloway College, Universität London.

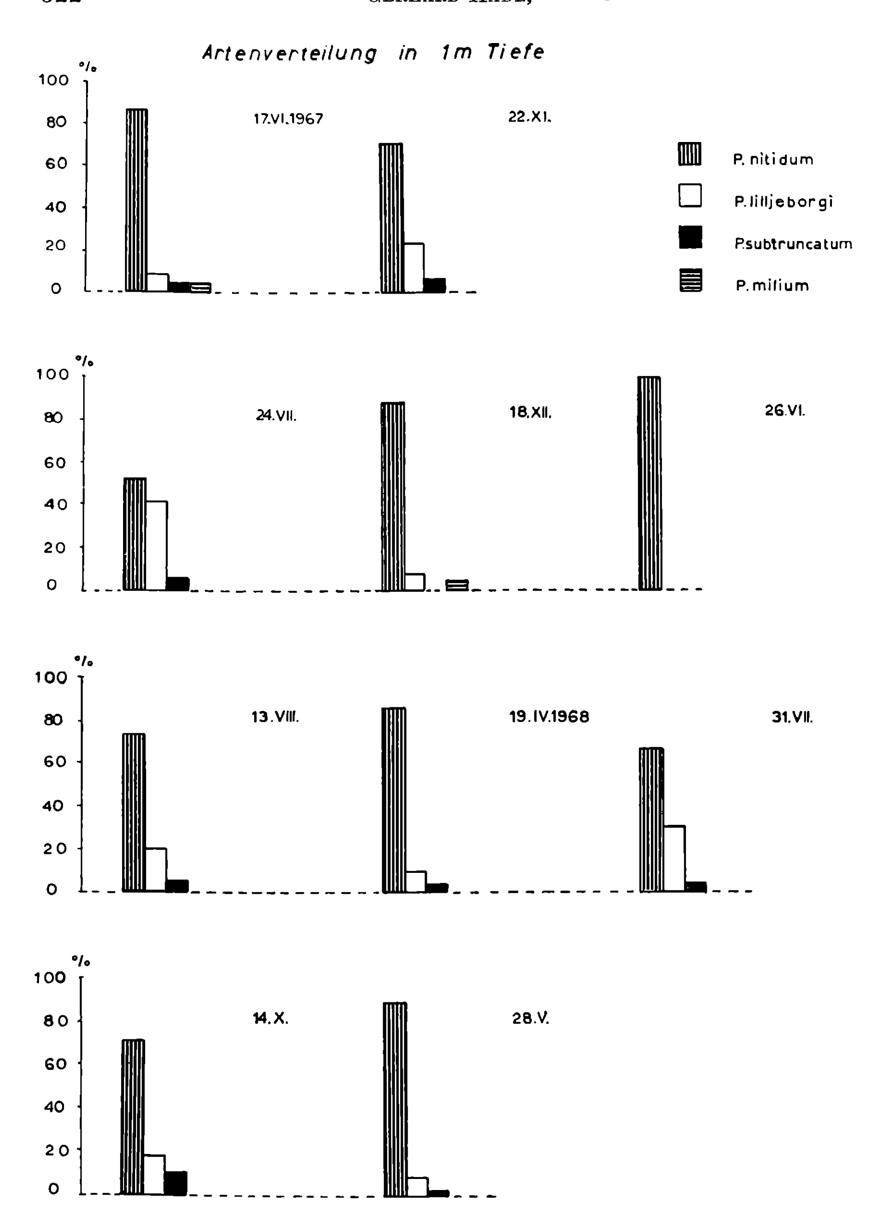


Abb. 3. Jahreszeitliche Unterschiede der Artenzusammensetzung im Litoral. Anteile in % der Gesamtzahl der aufgesammelten Tiere.
Gesamtanzahl der aufgesammelten Tiere: 6/67: 36, 7: 17, 8: 39, 10: 38, 11: 34, 12/67: 25, 4/68: 30, 5: 62, 6: 25, 7/68: 61.

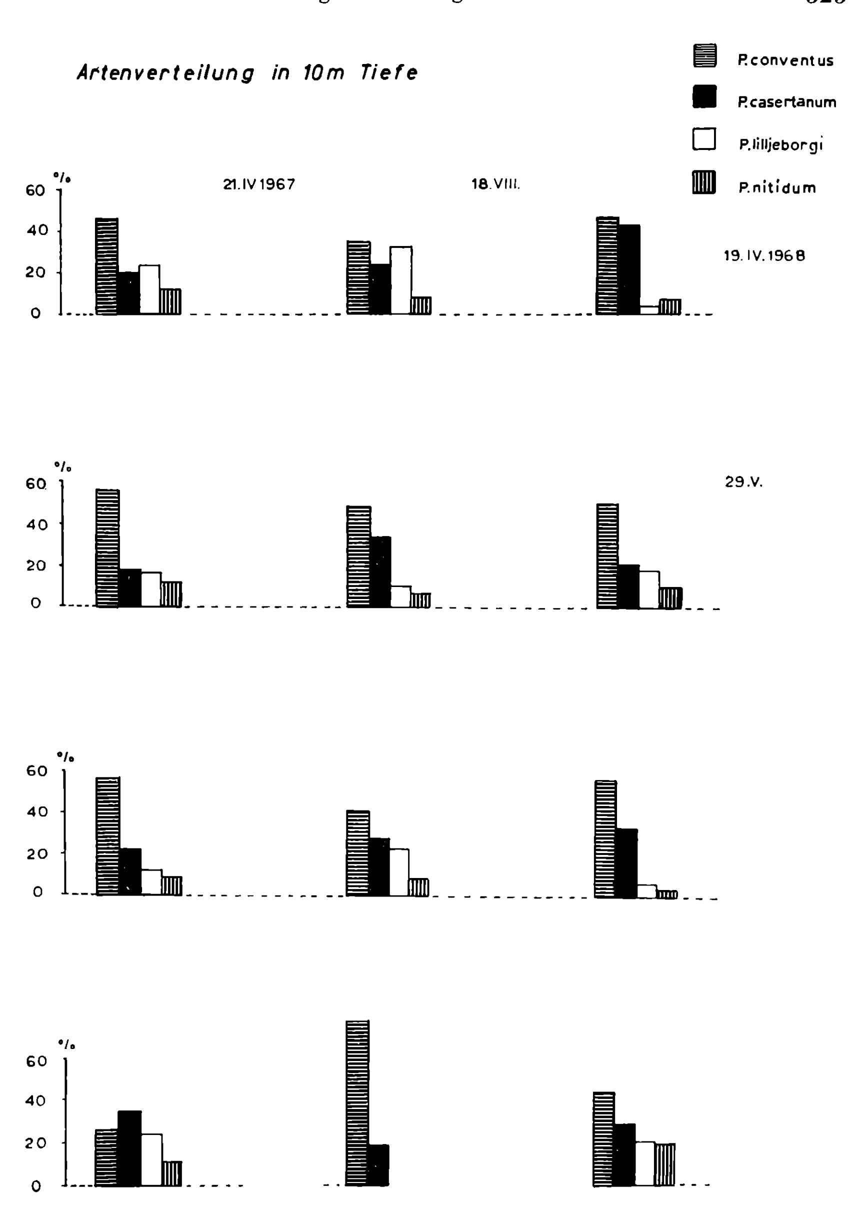


Abb. 4. Jahreszeitliche Unterschiede der Artenzusammensetzung im Sublitoral. Anteile in % der Gesamtzahl der aufgesammelten Tiere.

Gesamtanzahl der aufgesammelten Tiere: 4/67: 59, 5: 59, 6: 56, 7: 84, 8: 53, 10: 79, 11: 92, 12/67: 56, 4/68: 28, 5: 96, 6: 73, 7/68: 90.

Arten assoziiert sind. Es ergeben sich Verschiedenheiten in der prozentuellen Zusammensetzung (Abb. 3). Diese lassen sich auf die geringe Individuenzahl in den Proben sowie auf die inhomogene Verteilung der einzelnen Arten im Biotop zurückführen. Trotzdem scheint die Artenzusammensetzung signifikant zu sein. Jahreszeitliche Unterschiede dürften mehr zufällig sein, da die Lebenszyklen der einzelnen Arten nach eigenen Untersuchungen und auch nach Untersuchungen von MEIER-BROOK 1970 bei den Litoralarten ziemlich ähnlich sind.

b) Sublitoral

Im Sublitoral treffen zwei verschiedene Faunenelemente aufeinander. Die Litoralarten *P. lilljeborgi* und *P. nitidum* erreichen hier ihr tiefstes Vorkommen, und *P. conventus* aus dem Profundal hat in dieser Tiefenzone seine obere Grenze. *P. casertanum* wird im See sonst nirgends angetroffen, kommt in anderen Seen aber auch im Litoral vor.

In der prozentuellen Zusammensetzung (Abb. 4) dominiert *P. conventus* mit ca. 50%. *P. casertanum* und *P. lilljeborgi* liegen an zweiter Stelle. Es überwiegt jeweils die eine oder die andere Art. *P. nitidum*, die charakteristische Litoralart, gerät hier ins Minimum. *P. personatum* wurde nur vereinzelt aufgefunden und bildet keinen regelmäßigen Bestandteil der Fauna. Jahreszeitlich gesehen erfolgt bei den Litoralarten, einschließlich *P. casertanum*, in den Sommermonaten eine prozentuelle Zunahme, welche mit der einmal jährlichen Fortpflanzungsaktivität dieser Arten in den Sommermonaten korreliert, wohingegen die Profundalart *P. conventus* das ganze Jahr hindurch Embryonen trägt und Jungtiere freiläßt (siehe Kap. 3).

c) Profundal

Es ist im Lunzer Untersee durch weitgehend ähnliche Substratverhältnisse ausgezeichnet. Die wichtigste Art ist *Pisidium conventus*. *P. personatum* tritt deutlich zurück und ist nur gelegentlich zwischen 10 und 20 m anzutreffen.

Fortpflanzungsbiologie

1. Allgemeines

Die bisher untersuchten Vertreter der Sphaeriidae sind alle hermaphroditisch und ovovivipar. Es handelt sich um Zwitter, deren befruchtete Eier sich innerhalb des Muttertieres entwickeln.

Sie verlassen dieses ohne Einschaltung eines freien Larvenstadiums als fertige beschalte Tiere.

Von den fünf Gattungen der Familie sind bisher nur einige Arten von *Sphaerium* und *Pisidium* näher untersucht worden. *Sphaerium* wurde recht eingehend auf seine Fortpflanzungsbiologie und Embryologie erforscht. Daraus folgend wurden viele Rückschlüsse auf die Gattung *Pisidium* gezogen.

Die Literatur über *Sphaerium* ist bei HEARD 1965 und MEIER-BROOK 1970 verzeichnet. In der Zeit nach diesen Arbeiten sind nur zwei russische Untersuchungen von MITROPOLSKI 1966 und ALIMOV 1967 durchgeführt worden, die mir nicht zugänglich waren. Die Literatur über Fortpflanzungsbiologie und Lebenszyklen bei *Pisidium* ist im Vergleich dazu sehr spärlich. Mit Ausnahme einiger Einzelbeobachtungen von ODHNER 1929 und 1951 finden sich genauere Angaben nur bei HEARD 1965, MEIER-BROOK 1970, LADLE & BARON 1969 und MITROPOLSKI 1969.

2. Lebenszyklen

a) *Pisidium nitidum* JENYNS 1832

Die Schalengröße der Tiere aus 1 m Tiefe schwankt zwischen 1,2 und 3,2 mm. Erst ab 1,8 mm treten gravide Tiere auf. So darf letztere Maßangabe zu einer Trennung von juvenilen und adulten Individuen herangezogen werden. (Siehe Abb. 6.) Gravide Tiere traten bei eigenen Aufsammlungen erstmals im Mai auf und waren Mitte August nicht mehr vorhanden.

89% der Gesamtpopulation bestand im Mai 1968 aus Adulttieren.

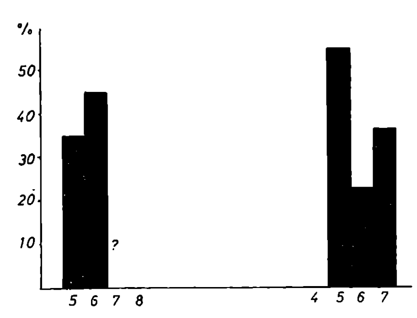


Abb. 5. *Pisidium nitidum;* Anteil der graviden Tiere in % der Gesamtpopulation in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Gesamtanzahl: 5/67: 28, 6: 31, 8: 29, 10: 27, 11: 24, 12/67: 23, 4/68: 26, 5: 56, 6: 25, 7/68: 41. 4 und 7/67 wurden wegen der geringen Individuenzahl von 7 und 9 nicht berücksichtigt.

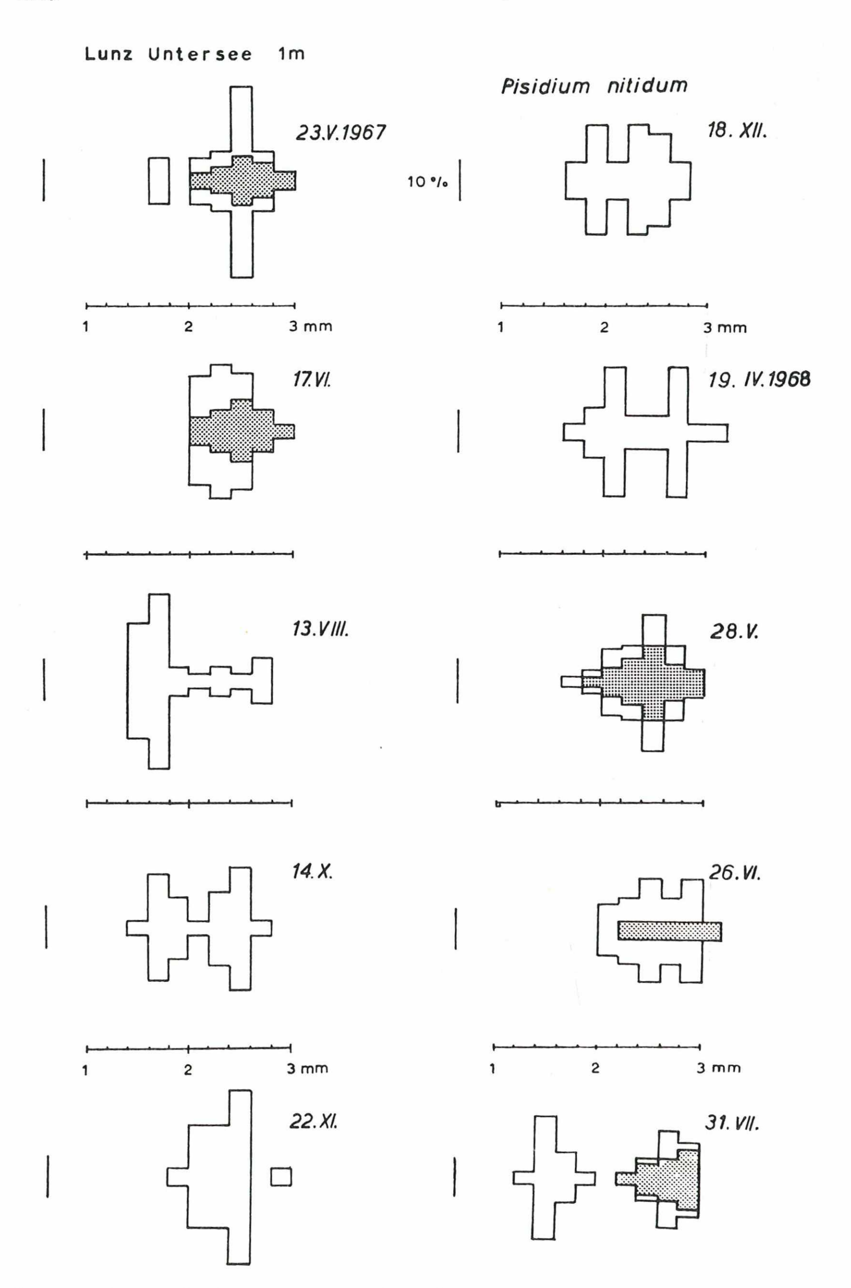


Abb. 6. Jahreszeitliche Größenverteilung in % der gesammelten Tiere. Gravide Tiere sind punktiert dargestellt. Gesamtanzahl siehe Abb. 5.

Im Beobachtungszeitraum von zwei Jahren fanden sich im Juni keine Tiere unter 2 mm. Im Juli und August hingegen zeigte sich ein zahlenmäßig sehr starkes Ansteigen der Juveniltiere, die bis zum Oktober einen beträchtlichen Anteil der Gesamtpopulation ausmachten. In den Größenverteilungsdiagrammen sind die Jungtiere von den Adulttieren durch mehr oder weniger starke Einschnitte getrennt. Die Einschnitte im Dezember und April dürften demgegenüber mehr zufällig und nicht in der Reproduktion begründet sein. Im Mai und Juni ist keine Trennung von juvenilen und adulten Tieren festzustellen. Meines Erachtens nach dürften zu diesem Zeitpunkt die im Vorjahr geborenen Tiere bereits die Fortpflanzungsgröße wenigstens zum Großteil erreicht haben. (Siehe Abb. 7.)

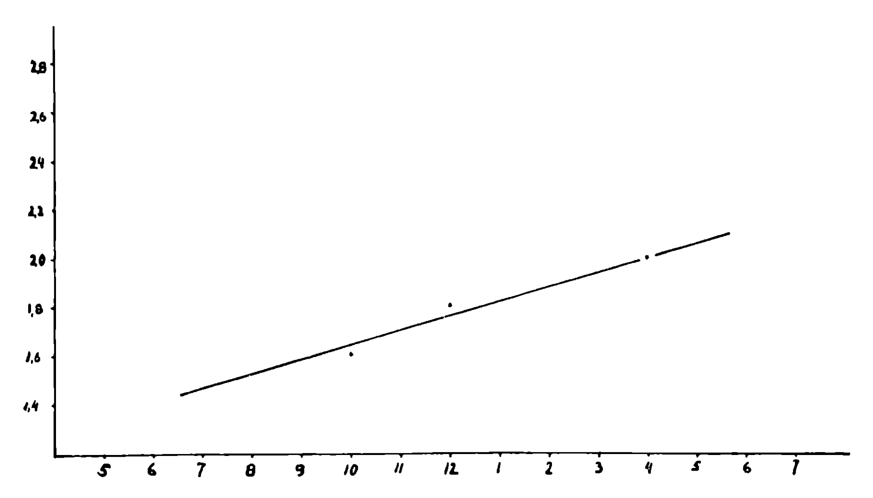


Abb. 7. *Pisidium nitidum;* Wachstumskurve. Punkte geben die Größenklassenmaxima der einzelnen Monate an. Gerade verbindet Maxima der Jungtiere nach Abb. 6.

Zeitlich gesehen beginnt die Fortpflanzungsaktivität im April, wo auf Schnittserien frühe Furchungsstadien (Blastulae) festgestellt werden können. Die Eiablage sowie der Zeitpunkt derselben konnten leider nicht beobachtet werden. Im Mai haben die Embryonen schon eine beträchtliche Größe erreicht und zeigen auf Schnittserien bereits eine Differenzierung der Organsysteme. Bis Anfang Juli wachsen alle Embryonen bis zu einer Größe von 1 bis 1,2 mm heran und werden mit dieser Schalenlänge im Laufe eines Monats entlassen. In den eigenen Aufsamm-

lungen vom 31. Juli 1968 finden sich sowohl ein Großteil von noch graviden Adulttieren als auch eine gut separierte Jugendgeneration. Nach dem Anteil an juvenilen Tieren zu schließen, müßte ein größerer Teil der Muttertiere bereits die Jungen entlassen haben, was einem Mehr gegenüber den gefundenen Werten entspricht. Man kann sich diese scheinbare Diskrepanz so erklären, daß ein Teil der Muttertiere, vorwiegend die älteren, nach dem Freiwerden der Embryonen absterben. Verschiedene Befunde deuten auch darauf hin. So finden sich bei der Sektion älterer, bereits abgestorbener Tiere Rückbildung der Visceralorgane, deutliche Eindrücke von Embryonen und Reste der Bruttaschen. Dieses Absterben der Muttertiere dürfte nur einen

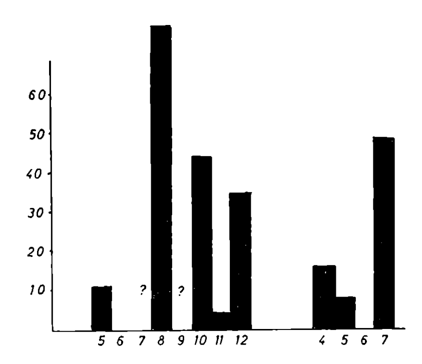


Abb. 8. *Pisidium nitidum;* Anteil der Jungtiere in % der gesamten Tiere. Gesamttieranzahl siehe Abb. 5.

Teil der älteren Individuen betreffen, da auch nach Befunden von MEIER-BROOK 1970 (im Gegensatz zu HEARD 1965) eine Lebensdauer von mehr als einem Jahr wahrscheinlich ist. Nach der Geburt, die zwischen Anfang Juli und August erfolgt, wachsen die Jungtiere in einer deutlich separierten Generation relativ rasch heran und verschmelzen im November mit den anderen Generationen, und man kann darnach keine Trennung bzw. Zuwachsraten exakt angaben. Im Laufe des darauffolgenden Frühjahres erreicht dann zumindest ein Teil der Tiere die Adultgröße und dürfte seinerseits gravid werden. Ein anderer Teil erreicht erst ein Jahr später Geschlechtsreife, womit ein Mindestalter von zwei Jahren gesichert sein dürfte.

Die Verhältnisse liegen jedoch nicht immer so einfach. MEIER-BROOK 1970 gibt für eine Fließwasser-Population (Hanfreezbach) in der Oberrhein-Ebene sowie auch vereinzelt bei Tieren aus dem

Titiseelitoral zwei Brutperioden pro Jahr an, wobei die zweite unmittelbar an die erste anschließt und im Herbst abgeschlossen wird.

Zu ähnlichen Ergebnissen kommen Ladle & Baron 1969, die eine Population aus dem River Tarrant, Dorset, England, untersuchten. Dabei war die erste Brut Ende Juni abgeschlossen. Die Jungtiere hatten eine mittlere Länge von 1,0 mm. Darauf folgte unmittelbar eine zweite Brutperiode, die im November beendet wurde. Ob sich Populationen aus stehenden und fließenden Gewässern — wie es an Hand der vorliegenden Ergebnisse, die Zahl der Brutperioden betreffend, erscheint — wirklich charakteristisch unterscheiden, bleibt noch zu prüfen. Möglicherweise ist die Thermik der Gewässer entscheidend. Es kann sich aber auch um ökologische Differenzen handeln. Diese Frage wird erst nach Vorliegen größerer und umfangreicherer Aufsammlungen im Verbreitungsgebiet zu lösen sein. Bis dahin müssen die vorhandenen Daten allein herangezogen werden, an Hand derer ein oder zwei Brutperioden im Jahr, beschränkt auf Frühsommer bis Herbst, anzunehmen sind. Im Winter selbst können weder bei *Pisidium nitidum*, noch bei anderen Arten des Subgenus *Cycladina* gravide Tiere festgestellt werden.

b) *Pisidium conventus* Clessin 1887

Diese Art wird sowohl aus 10 m, wo sie zusammen mit Arten des Subgenus *Cycladina* vorkommt, sowie aus 20 m Tiefe, wo die Art der einzige Vertreter der Gattung *Pisidium* ist, untersucht.

1. Tiere aus 20 m Wassertiefe:

Die Größe der freilebenden Tiere liegt hier zwischen 1,0 und 3,0 mm. Gravide Tiere treten ab 1,8 mm auf. Wie bei *Pisidium nitidum* und bei *Pisidium conventus* aus 10 m Tiefe, kann zur Trennung von juvenilen und adulten Individuen das Maß von 1,8 mm Schalenlänge herangezogen werden. Gravide Tiere treten das ganze Jahr hindurch auf, wobei der Anteil derselben an der Gesamtpopulation zwischen 6 und 42% schwankt und das Minimum im Oktober erreicht wird. Zu dieser Zeit müßten also die meisten Jungtiere entlassen sein. Es liegt aber gleichzeitig ein Minimum der juvenilen Tiere vor. Dieses Zusammentreffen der beiden Minima ist als wahrscheinlich rein zufällig anzusehen, vorläufig aber unerklärlich.

Die Population zeigt trotz Schwankungen im Anteil der juvenilen Tiere eine ziemlich konstante, das ganze Jahr hindurch andauernde Fortpflanzungsaktivität. Letztere ist wahrscheinlich

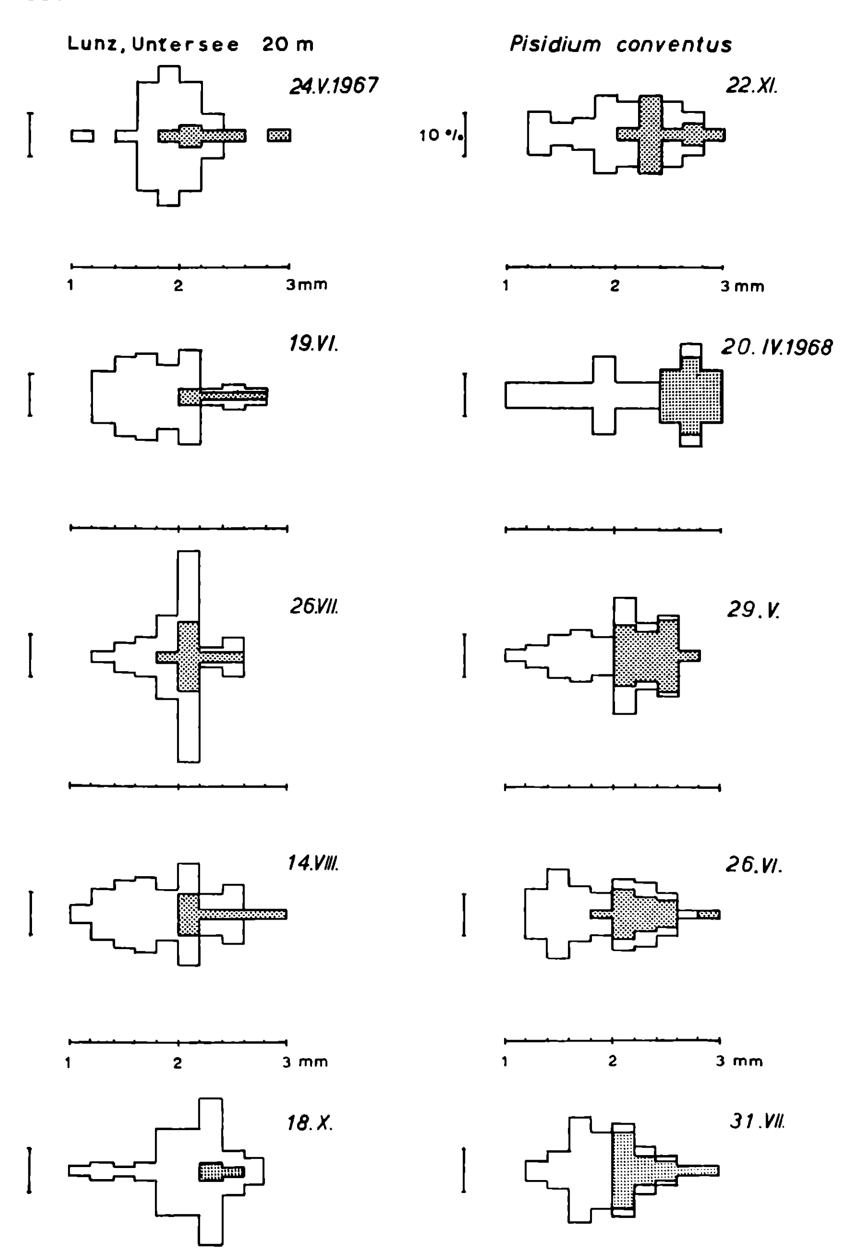


Abb. 9. *Pisidium conventus;* Jahreszeitliche Größenverteilung in % der gesamten Tiere. Anteil der graviden Tiere punktiert. Gesamtanzahl: 5/67: 41, 6: 59, 7: 42, 8: 51, 10: 40, 11/67: 40, 4/68: 17, 5: 84, 6: 61, 7/68: 45.

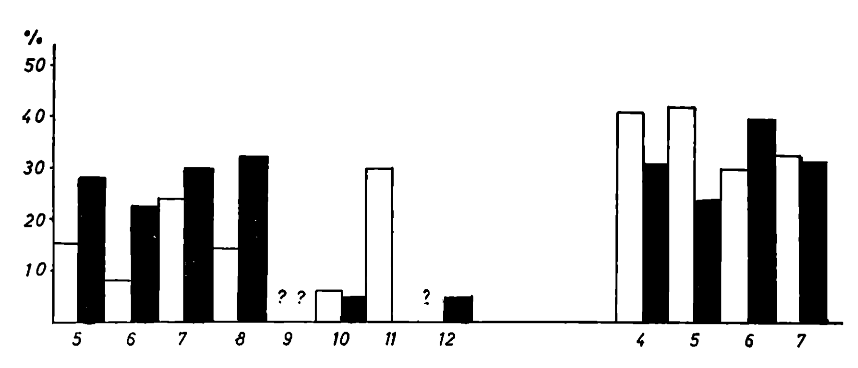


Abb. 10. *Pisidium conventus*, 20 m; Anteil der graviden Tiere in % der Gesamttiere (Anzahl Abb. 9 und 12). Tiere aus 10 m schwarz, aus 20 m weiß.

mit der das ganze Jahr fast gleichmäßigen Temperatur im Biotop korreliert (siehe Meier-Brook 1970). Durch die das ganze Jahr andauernde Reproduktion können in den Größenverteilungsdiagrammen auch keine Einschnitte, die Trennungen von Juvenil- und Adulttieren ermöglichen, festgestellt werden. Über eine Wachstumsrate, wie sie z. B. bei *Pisidium nitidum* angegeben werden kann, ist hier keine Aussage möglich. So ist es auch schwierig, zu ermitteln, in welchem Alter (von Geburt an gerechnet) die Tiere erstmals gravid werden. Odhner 1961 hielt eine Population von *Pisidium conventus* über längere Zeit im Aquarium, wobei er frisch geborene Jungtiere jeweils isolierte und dadurch die Möglichkeit einer Selbstbefruchtung nachwies. Ob dies die Regel ist oder ob auch Fremdbefruchtung erfolgt, kann weder bei dieser, noch bei anderen Arten der Gattung *Pisidium* mit

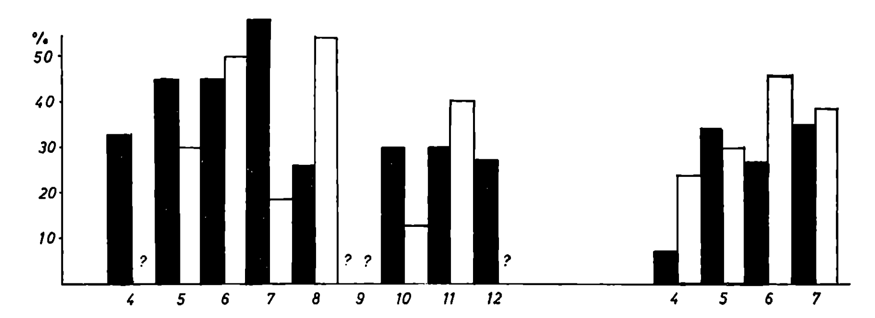


Abb. 11. *Pisidium conventus;* Anteil der Jungtiere in % der Gesamttiere (Anzahl Abb. 9 und 12). Tiere aus 10 m schwarz, aus 20 m weiß.

Sicherheit gesagt werden. Zu einer Lösung dieses Problems wären noch zahlreiche Zuchtexperimente erforderlich.

ODHNER 1951 gibt das Alter bis zum Freiwerden einer Nachkommengeneration als zwischen sechs und 16,5 Monaten liegend an. Nach seinen Aufzeichnungen entließ ein am 29. 10. 1921 geborenes Tier erst am 7. 3. 1923 die erste, am 9. 6. 1923 die zweite und am 30. 6. 1923 die dritte Brut, wobei es sich bei den letzten beiden Daten möglicherweise um eine einzige in ihrem Freiwerden etwas verzögerte Nachkommengeneration handeln könnte. Die am 7. 3. geborenen entließen nach 6, die am 9. 6. geborenen Tiere erst nach acht Monaten erstmals Jungtiere.

Obwohl es sich hier um Laborzuchten handelt und über die Temperaturverhältnisse keine Angaben gemacht werden, kann man doch schließen, daß dieselbe Art auch im Freiland ein Alter von mindestens zwei Jahren erreicht. Die Geschlechtsreife kann nicht mit dem Alter, sondern nur mit dem Erreichen einer bestimmten Größe in Verbindung gebracht werden, wobei die Geschwindigkeit des Wachstums der Jungtiere wichtig ist, was sich im Freiland schwer feststellen läßt. So kann über die wahre Dauer bis zur Erlangung der Geschlechtsreife bei *Pisidium conventus* nichts sicheres ausgesagt werden. Versuche mit markierten Individuen im Freiland würden sicher zu einer Klärung dieser Frage einen wichtigen Beitrag leisten.

2. Tiere aus 10 m Wassertiefe

Die freilebenden Tiere liegen in der Größenordnung zwischen 0,8 und 3,2 mm. Abb. 12 gibt in gleicher Darstellung wie Abb. 9 die Änderungen im Laufe eines Jahres an. Während in 20 m Tiefe die Fortpflanzungsaktivität bei *Pisidium conventus* das ganze Jahr über recht gleichmäßig ist, ergeben sich in 10 m bestimmte Schwerpunkte. Gravide Tiere treten zwar mit Ausnahme November das ganze Jahr hindurch auf, doch liegt die Reproduktionsperiode vorwiegend in den Frühjahrs- und Sommermonaten. Im Oktober und im Dezember erreicht der Anteil der graviden Tiere nur ca. 5% der Gesamtpopulation. Für die Monate Jänner bis März konnten aus methodischen Gründen keine Ergebnisse erlangt werden. Der Anteil der Jungtiere erreicht seinen Höhepunkt in der Zeit von Mai bis Juli. In den übrigen Monaten ist dieser Anteil recht gleichmäßig zwischen 25 und 30% gelegen. Von Mai bis Juli sowie in geringerer Anzahl im November und Dezember wird die Masse der Jungen geboren, was sich aus den Diagrammen (Angabe der kleinsten Größenklassen) ableiten läßt. Allerdings erfolgen auch in den anderen Monaten Geburten, so daß im Ge-

gensatz zu *Pisidium nitidum* keine einmal jährliche Brutperiode festzustellen ist. Vergleicht man diese Daten mit jenen der Population aus 20 m, so ergeben sich ähnliche Verhaltensweisen. Es ist ein Absinken des Anteiles der graviden Tiere in den letzten Monaten des Jahres bei durchgehender Reproduktionsfähigkeit zu beobachten. Unterschiede bestehen nur in der Bevorzugung

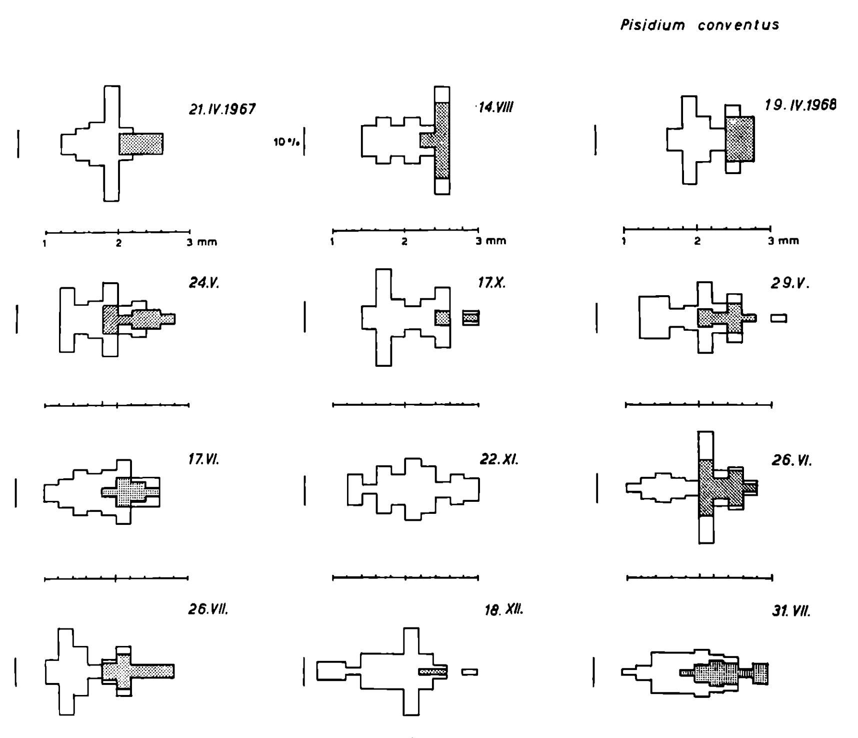


Abb. 12. *Pisidium conventus*, 10 m; Jahreszeitliche Größenverteilung in % der gesamten Tiere. Anteil der graviden Tiere punktiert. Gesamtanzahl: 4/67: 27, 5: 27, 6: 32, 7: 23, 8: 19, 10: 39, 11: 38, 12/67: 39, 4/68: 13, 5: 46, 6: 42, 7/68:69.

der Sommermonate bei den Tieren aus 10 m. Während in 20 m Tiefe die Temperatur das ganze Jahr hindurch nur sehr geringen Schwankungen unterworfen ist, erreicht sie in 10 m 10^0 bis 11^0C. Dieser rasche Temperaturanstieg, der erst Anfang Juni etwas abgebremst wird (siehe Temperaturkurve Abb. 13), kann eine vermehrte Eiablage induzieren und so den Anstieg der Fort-

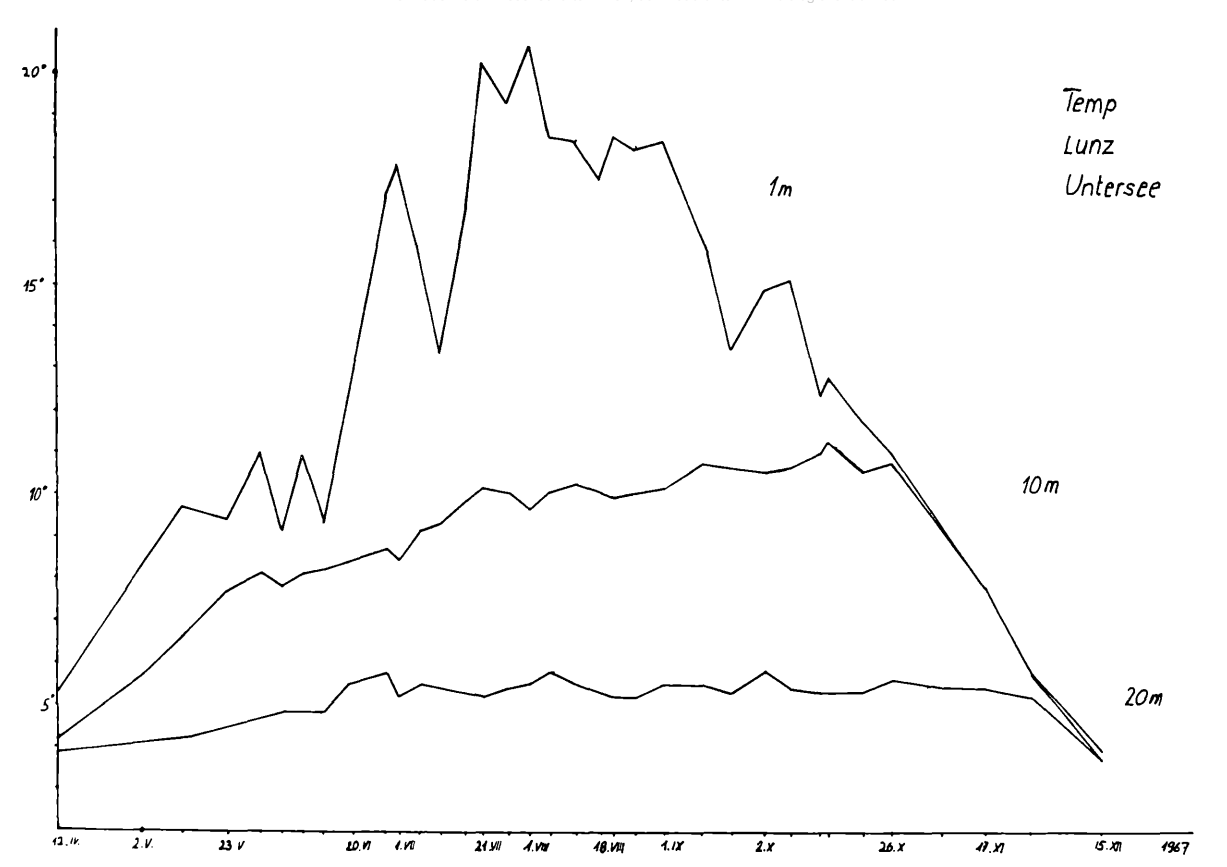


Abb. 13. Jahresgänge der Temperatur im Lunzer Untersee in 1, 10 und 20 m Wassertiefe (Daten von Dr. F. Berger, Biologische Station Lunz).

pflanzungsaktivität zu dieser Zeit erklären. Das Temperaturmaximum im Oktober und der darauf folgende Temperaturabfall im November und Dezember können eine Verminderung der Reproduktion zur Folge haben, da ein Temperaturmaximum für diese Art kein Optimum bedeutet.

Zur Zeit der Reproduktion ist möglicherweise ein höherer Sauerstoffbedarf vorhanden, der bei höheren Temperaturen nicht gedeckt werden kann. Die Profundalpopulation aus dem Lunzer See ist mit jener aus dem Titisee ohne weiteres vergleichbar. Bei den Sublitoralpopulationen, die an der oberen Grenze ihrer Verbreitungsmöglichkeiten leben, können solche Beziehungen nicht hergestellt werden. Die obere Verbreitungsgrenze liegt im Titisee für *Pisidium conventus* bei 4 bis 5 m (MEIER-BROOK 1963 und 1970). Dort erreicht die Temperatur zwar keine wesentlich höheren Werte, doch ist die Fortpflanzung in den Wintermonaten stärker eingeschränkt (MEIER-BROOK 1970).

Zusammenfassend läßt sich zur Fortpflanzungsbiologie von *Pisidium conventus* folgendes sagen: Gravide Tiere sind in allen bisher untersuchten Fällen das ganze Jahr hindurch vorhanden. Eine Abnahme des Prozentanteiles während der Herbst- und Wintermonate (Jänner bis März wurden bisher überhaupt noch nicht untersucht, so daß für diese Zeit keine Aussagen getroffen werden können) scheint bei allen Tieren — bei den an ihren Verbreitungsgrenzen lebenden Individuen allerdings deutlicher bemerkbar — vorzukommen.

3. Vergleich der Lebenszyklen

Die Lebenszyklen sind möglicherweise von der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Untergattung abhängig. Bisher wurden nur Vertreter dreier Subgenera untersucht. (*Pisidium forense* MEIER-BROOK 1970 ist wahrscheinlich der Untergattung *Afropisidium* zuzuordnen, doch legt sich der Autor nicht eindeutig fest.) Über *Pisidium s. s.* sind leider nur sehr wenige Daten verfügbar. Über die europäische Art *Pisidium amnicum* D. F. MÜLLER macht MEIER-BROOK 1970 aus verschiedenen Einzelfundorten Angaben, daß Embryonen im September sowie im März in den Muttertieren aufgefunden wurden. Er schließt daraus auf eine winterliche Brutperiode, die allerdings noch bestätigt werden müßte. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme steigt, wenn man Vergleiche mit einem anderen Vertreter dieser Untergattung anstellt. HEARD 1965 untersuchte eine amerikanische Art dieser Untergattung, *Pisidium dubium* SAY. Er konnte dabei Embryonen im September und Oktober sowie im April und Mai feststellen. Obwohl in den

eigentlichen Wintermonaten keine Aufsammlungen durchgeführt werden, läßt sich doch annehmen, daß die im Herbst begonnene Brut den Winter über in den Muttertieren verbleibt und im folgenden Frühjahr frei wird. Die längere Brutdauer im Vergleich zu den viel kleineren Vertretern der anderen untersuchten Subgenera dürfte in der viel größeren Geburtsgröße liegen.

Die meisten Informationen über die Untergattung *Cycladina* stammen aus den Untersuchungen von HEARD 1965, MEIER-BROOK 1970 und LADLE & BARON 1969. Bei allen bisher erforschten Arten ergibt sich eine an den Sommer und Herbst gebundene Fortpflanzungszeit. Auf die Frühsommerbrut kann bei günstigen Umweltfaktoren noch eine zweite Brut folgen, die im Herbst abgeschlossen wird. *Neopisidium* wurde mit seinem häufigsten Vertreter *P. conventus* eingehend untersucht. Es ergibt sich eine das ganze Jahr währende Möglichkeit zur Fortpflanzung. Die Tiere beginnen wahrscheinlich bei Erreichen einer bestimmten Körpergröße ihre Brutperiode einzuleiten. Nach Abschluß der ersten dürfte unmittelbar eine zweite folgen. Über die Anzahl der Brutperioden in einem Jahr kann infolge Fehlens einer Korrelation keine Aussage gemacht werden. Ähnlich dürfte sich *P. punctatum* STERKI, ein nordamerikanischer Vertreter dieses Subgenus, verhalten. Die Anzahl der Aufsammlungen bei HEARD 1965 ist für eine sichere Aussage zu gering, doch sind im November noch 50% der Population gravid. *Pisidium forense* MEIER-BROOK 1957, möglicherweise ein Vertreter des Subgenus *Afropisidium*, zeigt ähnlich wie *P. conventus* während des ganzen Jahres stattfindende Brutperioden.

Über andere Vertreter der Untergattungen *Afropisidium* sowie Arten der Subgenera *Odhneripisidium* und *Parapisidium* ist nichts bekannt. Bei Untersuchung weiterer Arten der verschiedenen Untergattungen wird sich zeigen, wieweit die Lebenszyklen innerhalb derselben zu vergleichen sind und ob sich die noch nicht untersuchten Untergattungen von den bisher untersuchten unterscheiden.

Zusammenfassung

In vorliegender Arbeit wurden Untersuchungen über die Pisidien des Lunzer Untersees dargestellt. Im Lunzer Untersee lassen sich in der vertikalen Zonation des Benthos drei verschiedene Stufen unterscheiden: Im Litoral leben die Arten *Pisidium nitidum*, *P. lilljeborgi*, *P. milium* und *P. subtruncatum*. *P. nitidum* ist die dominierende Art.

Das Sublitoral zwischen 8 und 12 m enthält die Litoralarten *P. lilljeborgi* und *P. nitidum*, das in anderen Tiefen nicht nachgewiesene *P. casertanum* und die Profundalarten *P. conventus* und *P. personatum* (letzteres selten und nur vereinzelt). *P. conventus* dominiert mit ca. 50%.

Im Profundal herrschen recht einheitliche Umweltfaktoren. Es wird fast ausschließlich von *P. conventus* besiedelt. Vereinzelt findet sich *P. personatum* in geringeren Tiefen.

Die Lebenszyklen von *P. nitidum* und *P. conventus* werden dargestellt.

P. nitidum, eine Litoralart, ist im Laufe eines Jahres größeren Temperaturschwankungen ausgesetzt. Im April können erstmals gravide Tiere ab der Größe von 1,8 mm auftreten, die ihre Jungen, die in Bruttaschen heranwachsen, Ende Juli, Anfang August entlassen. Die Jungtiere haben bei der Geburt eine Durchschnittsgröße von 1,2 mm und wachsen relativ rasch heran. Im darauffolgenden Frühjahr ist ein Teil davon befähigt, seinerseits gravid zu werden. *P. conventus*, ein Vertreter einer anderen Untergattung (*Neopisidium*), zeigt keine bestimmte Vorzugszeit der Reproduktionsphase. Embryonen können das ganze Jahr über in den Muttertieren mit ab 1,8 mm Schalenlänge festgestellt werden.

Bei *P. conventus* aus 10 m Wassertiefe, das größeren Temperaturschwankungen als im Profundal ausgesetzt ist, kann eine leichte Beeinflussung der Fortpflanzungsaktivität durch die Temperatur festgestellt werden, die aber nicht der strengen Korrelation bei den Litoralarten entspricht.

Ein Vergleich mit Literaturangaben zeigt, daß bei den einzelnen Untergattungen die Perioden der Fortpflanzungsaktivität jeweils charakteristisch sowie voneinander verschieden sein dürften. Abweichungen können durch Verschiedenheiten der Umgebungstemperatur verursacht werden und das charakteristische Bild verschieben oder verdecken.

Meiner Lehrerin, Frau Univ.-Prof. Dr. Gertrud Pleskot, bin ich für die großzügige Unterstützung meiner Arbeit und für mannigfaltige Anregungen und Diskussionen außerordentlich dankbar.

Literatur

Alimov, A. F., 1967: Pecularities of the life cycle and growth of *Sphaerium corneum* (L.). — Zool. Journ. 46, 192—199 (Russisch).

Brehm, V. & F. Ruttner, 1926: Die Biocönosen der Lunzer Gewässer. — Internat. Rev. ges. Hydrobiol. 16, 281—391.

Brehm, V., 1942: Nochmals die Biocönosen der Lunzer Gewässer. — Internat. Rev. ges. Hydrobiol. 42, 289—313.

BRUNDIN, L., 1949: Chironomiden und andere Bodentiere der Südschwedischen Urgebirgsseen. — Rep. Inst. Freshw. Res. Drotting. 30, 1—915.

ELLIS, A. E., 1962: Synopsis of the British fauna. No. 13. British freshwater bivalve molluscs with keys and notes for the identification of the species. — Linn. Soc. London, 92 pp.

FAVRE, J., 1927: Les Mollusques post — glaciaire et actuels du Bassin de Genève. — Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève 40, 171—434.

GRIMÅS, U., 1961: The bottom fauna of natural and impounded lakes in northern Sweden (Ankarvattnet and Blåsjön). — Rep. Inst. Freshw. Res. Drotting. 42, 183—237.

HADL, G., 1969: Beiträge zur Ökologie und Biologie der Pisidien im Lunzer Untersee (Zusammenfassung). — Proc. Third Malac. Congres Wien 1968. Malacologia 9, 268.

HEARD, W. H., 1965: Comparative life histories of North American pill clams (Sphaeriidae: *Pisidium*). — Malacologia 2, 381—411.

LADLE, M. & F. BARON, 1969: Studies on three species of *Pisidium* (Mollusca; Bivalvia) from a chalk stream. — J. Anim. Ecol. 38, 407—413.

LUNDBECK, J., 1936: Untersuchungen über die Mengenverteilung der Bodentiere in den Lunzer Seen. — Internat. Rev. ges. Hydrobiol. 33, 50—72.

MEIER-BROOK, C., 1963: Über die Mollusken der Hochschwarzwald- und Hochvogesengewässer. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 28 (Falkau-Arbeiten V), 1—46.

— 1970: Untersuchungen zur Ökologie und Biologie einiger *Pisidium*-arten (Mollusca; Eulamellibranchiata; Sphaeriidae). — Arch. Hydrobiol./Suppl. 38 (Falkau-Arbeiten 7), 73—150.

MITROPOLSKY, V. I., 1966: Notes on the life — cycle and nutrition of *Sphaerium corneum* L. (Mollusca, Lamellibranchiata). — Plankton and Benthos of inland waters, Proc, 12, 123—128 (Russisch).

— 1969: Life cycle of *Pisidium obtusale* JENYNS. — Biol. Vn. Vod. Inform. Bull. 3, 17—21 (Russisch).

ODHNER, N. H., 1929: Die Molluskenfauna des Tåkern. — In: Sjön Tåkerns Fauna och Flora. — Kgl. Sv. Vet. Akad., 8, 1—129.

— 1951: Swedish high mountain mollusca. — In: BRINCK, P. & K. G. WINGSTRAND: The mountain fauna of the Virihaure area in Swedish Lapland. — Lunds. Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2., 46, 26—50.

RAVERA, O., 1966: Stability and pattern of distribution of the benthos in different habitats of an alpine oligotrophic lake: Lunzer Untersee. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 16, 233—244.

VALLE, K. J., 1927: Ökologisch-Limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna einiger Seen nördlich vom Ladoga-See. — Acta Zool. Fennica 2, 1—179.

WOODWARD, B. B., 1913: Catalogue of the British species of *Pisidium* (Recent and Fossil) in the collection of the British Museum (Natural History) with notes on those of Western Europe. — British Museum (Natural History), London, 144 pp.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerhard HADL, I. Zoolog. Institut Universität Wien, Dr. Karl Lueger-Ring 1, A-1010 Wien